Ökologie und Evolution der Trochilidenfauna auf den ozeanischen Inseln der Karibischen See

von

KARL-L. SCHUCHMANN

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn

Einleitung

Darwin (1859) wies am Beispiel der Galapagos-Finken (Geospizinae) bereits auf die Bedeutung ozeanischer Inseln als Studienobjekte für ökologische und evolutionsbiologische Untersuchungen hin. Solche Inseln, die zu keiner Zeit mit dem Festland verbunden waren, sind als Mikrokosmen hinsichtlich ihrer ökologischen Gegebenheiten weit weniger komplex als Kontinente. Daher gestatten diese Archipele leichter Rückschlüsse über die Besiedlungsfolge und die durch den Isolationsgrad bedingte eigenständige Entwicklung von Organismen. Die so gewonnenen Theorien über Invasion, Verbreitung, Konkurrenz, Anpassung und Aussterben von Arten lassen sich in vielen Fällen auch auf abgegrenzte Habitate des Festlandes wie z. B. Seen, Galeriewälder und Gezeitenzonen anwenden (Darlington 1957, Dobzhansky 1950, Mayr 1965, MacArthur & Wilson 1967).

Für das Studium ökologischer und evolutiver Prozesse bestimmter Tier- oder Pflanzenpopulationen ist die Kenntnis von Artenzahl und Verbreitung der zu bearbeitenden Organismengruppe Voraussetzung. Es ist daher nicht erstaunlich, daß eine Vielzahl biogeographischer Konzeptionen, die die evolutionsbiologischen und populationsdynamischen Vorgänge auf ozeanischen Inseln zu beschreiben versuchen, mit Beispielen aus der Ornithologie belegt werden, da wir in der Regel umfassende Kenntnisse über die Vogelwelt auf Inseln oder Inselgruppen besitzen.

Als besonders aufschlußreich erwiesen sich dabei Untersuchungen von Vogelgruppen, deren Arten weitgehend in ihren Nahrungsansprüchen übereinstimmen und hier als Nahrungsgemeinschaft bezeichnet werden sollen. Mit der vorliegenden Arbeit über die Ökologie und Evolution der nektarivoren Nahrungsgemeinschaft der Kolibris wird daher versucht, die für diese Vogelgruppe gemeinsamen ökologischen Zusammenhänge auf den einzelnen ozeanischen Inseln der Karibischen See (Große Antillen, Bahamas, Kleine Antillen) aufzuzeigen und anhand des phylogenetischen Status einzelner Taxa die mögliche Besiedlungsfolge der Inseln durch diese Vögel zu diskutieren.

Die ozeanischen Inseln der Karibischen See

Die ozeanischen Inseln in der Karibischen See lassen sich aufgrund ihrer geologisch unterschiedlichen Entstehungsgeschichte in zwei Gruppen unterteilen, Inseln vulkanischen Ursprungs und Inseln korallogenen Ursprungs. Palaeogeologische Untersuchungen von Woodring (1954) zeigen, daß die Mehrzahl der größeren durch Vulkanismus entstandenen Inseln im Miozän aufgefaltet wurde. Korallogene Inseln hingegen gehen entstehungsgeschichtlich auf den Beginn der Kreidezeit zurück.

Einige Inseln wie bespielsweise Puerto Rico und Guadeloupe, die primär vulkanischen Ursprungs sind, wurden zusätzlich durch Anlagerung mariner Kalkdepots in ihrem gegenwärtigen edaphischen Charakter geprägt.

Inseln dieses Archipels waren nach unserem heutigen Kenntnisstand zu keiner erdgeschichtlichen Epoche mit einem der beiden amerikanischen Subkontinente verbunden. Jedoch reichte noch vor der letzten Eiszeit, d. h. vor dem Anstieg des Meeresspiegels, Yucatan bis etwa 100 km an Kuba und die einst Honduras und Nicaragua vorgelagerten Landmassen einschließlich größerer Inseln bis 400 km an die Großen Antillen heran. Zoogeographische Studien von Bond (1948, 1963), Darlington (1957), Lack (1976), Mayr (1946) und Myers (1938) gehen übereinstimmend davon aus, daß sowohl nordamerikanische Organismen, aus dem während des Tertiärs tropischen südlichen Nordamerika, als auch südamerikanische Organismen u. a. über diese Meeresengen die Antillen erreichten.

Paläontologische Dokumentation der Avifauna

Eine Rekonstruktion der Verbreitung und Besiedlungsfolge der Antilleninseln und der Bahamas durch Vögel wird erheblich erschwert durch das fast vollständige Fehlen fossilen Materials. Bei den Untersuchungen pleistozäner Schichten auf den Bahamas und Hispaniolas fanden jedoch Brodkorb (1959) und Bernstein (1965) fossile Dokumente, die osteologisch nicht von rezenten Vogelgattungen wie *Todus, Melanerpes, Nesoctites, Phaenicophilus* und *Dulus* bzw. rezenten Arten wie *Melanerpes superciliosus* und *Mimus gundlachii* zu unterscheiden waren. Brodkorb (1960), Howard (1950) und Wetmore (1962) folgerten anhand dieser Befunde, daß vermutlich bereits zu Beginn des Pleistozän die meisten der heutigen Vogelgattungen und -arten existierten.

Zoogeographisch weitgehend gesicherte Rückschlüsse lassen sich bisher von der westindischen Gattung *Todus* ziehen. Olson (1976) belegte anhand fossilen Materials aus dem Oligozän in Wyoming *(Palaeotodus emryi),* daß

die heute auf den Großen Antillen endemische Gattung *Todus* über die mittelamerikanische Landbrücke von Yucatan aus diese Inseln erreichte. Vermutlich hatten ancestrale Vertreter der Todies ihren phylogenetischen Ursprung im tropischen südlichen Nordamerika und sind heute, wie viele andere Vogelfamilien der gleichen zoogeographischen Herkunft (z. B. Cracidae), in anderen Gebieten resident (Autochtonie; vgl. Mayr 1946).

Fossile Funde von Vogelarten mit eindeutig südamerikanischer Herkunft wie z. B. Trochilidae, Tyrannidae und Thraupidae auf den ozeanischen Inseln in der Karibischen See fehlen mit Ausnahme zweier Funde von Tyrannen der Gattung *Contopus* und *Tyrannus* (Bernstein 1965) vollständig. Aussagen über die Besiedlungsfolge und den phylogenetischen Ursprung einzelner meist endemischer Gattungen bzw. Arten auf diesen Inseln lassen sich folglich nur anhand morphologisch-anatomischer sowie öko-ethologischer Vergleiche vornehmen. Rückschlüsse dieser Art haben daher einen weitgehend hypothetischen Charakter und bedürfen der palaeontologischen Bestätigung.

Die Trochilidenfauna

Auf den Westindischen Inseln ist eine auffallend geringe Artenzahl an Vertebraten gegenüber flächenmäßig vergleichbaren Gebieten derselben Breitengrade auf dem Festland zu beobachten. Dies läßt sich deutlich anhand der Vogelfauna aufzeigen. So kommen auf allen ozeanischen karibischen Inseln zusammen nur ca. 330 Vogelarten vor (davon 16 Kolibriarten), während in Mittelamerika etwa 900 Vogelarten (davon ca. 50 Kolibriarten) anzutreffen sind.

Kolibris sind auf allen karibischen Inseln vertreten (mit Ausnahme kleinster vegetationsarmer Inseln). Auf einer Insel sind jeweils allerdings maximal nur 4 Arten resident. Die Anzahl der Kolibriarten ist dabei jedoch nicht von der Fläche der Insel abhängig. Dies wird deutlich, vergleicht man beispielsweise St. Lucia, die mit 600 km^2 Fläche zu den kleinsten Inseln der Karibischen See zählt, und Hispaniola, die mit 80 000 km^2 die zweitgrößte Insel des Archipels ist. Auf beiden Inseln kommen jeweils 3 Kolibriarten vor. Betrachtet man jedoch die Anzahl der auf den Inseln residenten Kolibriarten unter Berücksichtigung der Meereshöhe, die eine Insel erreicht, so zeigt sich, daß mit zunehmender Höhe (NN) die Anzahl der Kolibriarten steigt (vgl. Abb. 1). Ein Grund für die Abhängigkeit der Artenanzahl von der Höhe (NN) einer Insel bei Trochiliden liegt z. B. in der bei zunehmender Höhe (NN) steigenden Diversität der ökologischen Nischen: die artenreichere Flora bietet auf den höheren Inseln nektarivoren Vogelarten zusätzliche Nahrungsquellen.

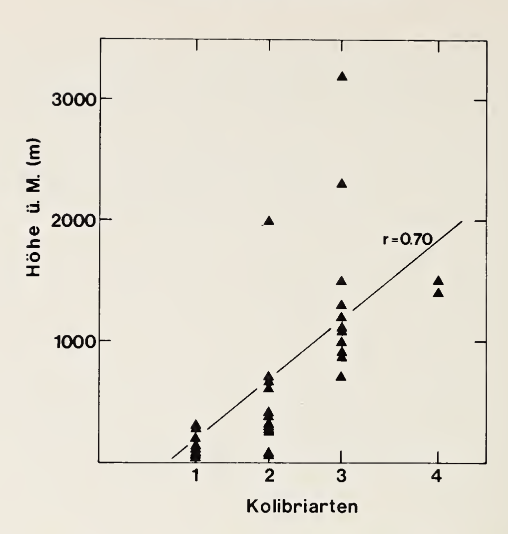


Abb. 1: Beziehung zwischen Topographie (Höhe NN) und Anzahl der Kolibriarten auf den ozeanischen Westindischen Inseln.

Relation between altitudinal gradient (m) and number of hummingbird species on the oceanic islands of the West Indies.

Dieser Zusammenhang erklärt jedoch nicht, warum auf festlandsnahen Inseln, wie z. B. Trinidad oder Tobago, bis zu 16 Kolibriarten vorkommen, obwohl keine auffallenden Unterschiede im Klima, der Vegetation, der Landschaftsform und der Fläche feststellbar sind. Die relativ große Entfernung zwischen einigen ozeanischen Inseln und dem Kontinent kann nicht als Ursache für die geringe Artenanzahl von Trochiliden auf diesen Inseln angesehen werden. Einerseits bestanden nämlich im Pleistozän zumindest in Mittelamerika zeitweise Landbrücken, die bis auf ca. 100 km an die Großen Antillen heranreichten, so daß eine Besiedlung durch zahlreiche Kolibriarten auf diesem Wege denkbar gewesen wäre; andererseits unterschätzt man sicherlich die Leistungsfähigkeit eines Kolibris, wenn man das Überfliegen größerer Wasserflächen für nahezu unmöglich hält. So überquert beispielsweise *Archilochus colubris* (ca. 4 g Körpergewicht) bei seinem Flug in das Winterquartier nach Mexiko den 850 km breiten Golf von Mexiko (Bent 1940). Wie zahlreiche feldornithologische Beobachtungen weiterhin bestätigen, sind zudem häufig Verdriftungen kontinentaler Kolibriarten, z. B. durch Hurricane, auf diese Inseln zu beobachten (Bond 1974). Die Fähigkeit, eine ozeanische Insel aktiv zu erreichen, können allerdings nur solche Kolibriarten aufweisen, deren physiologische Eigenschaften (z. B. Bildung von Fettdepots) bzw. deren morphologisch-anatomische Charakteristika (z. B. Verhältnis von Flügellänge zum Körpergewicht) einen ausdauernden Flug ermöglichen (vgl. Feinsinger & Chaplin 1975).

Da Kolibris einerseits durchaus in der Lage sind, größere Entfernungen auch ohne zwischenzeitliche Nahrungsaufnahme zurückzulegen, und andererseits Kolibris durch Unwetterkatastrophen (die mit großer Regelmäßigkeit in der Karibischen See auftreten) verdriftet, aber trotzdem nicht ansässig werden, liegt die Vermutung nahe, daß die auf einer Insel schon residenten Trochilidenarten den Erfolg solcher Invasoren im allgemeinen ausschließen. Unter welchen Umständen sich eine neue Art dennoch auf einer ozeanischen Insel etablieren kann, wird im folgenden noch ausgeführt werden.

Kolibris, deren zoogeographisches Zentrum in Südamerika liegt, haben im Verlauf ihrer bemerkenswert „aggressiven" Radiation nicht nur als eine der wenigen neotropischen Vogelfamilien die Nearktis erreicht, sondern haben sich auch im Verlauf ihrer Phylogenie nahrungsökologisch wie keine andere Vertebratengruppe Blütennektar als primäre Nahrung erschlossen. Obwohl dieser Evolutionsschritt an sich schon eine erhebliche Spezialisierung darstellt, haben sich darüber hinaus sogar viele Arten coevolutiv an bestimmte Blütenpflanzen bzw. Blütentypen angepaßt. Eine solche zusätzliche Spezialisierung hat den Vorteil, Nahrungskonkurrenten von diesen Nahrungsressourcen auszuschließen. Aus dieser extremen Anpassung resultiert für solche Kolibris eine starke Abhängigkeit von der Blütezeit „ihrer" Futterpflanze. Auch die reproduktive Potenz einer Blütenpflanze kann für einen derartig spezialisierten Kolibri eine wichtige Rolle spielen.

In der Regel sind die residenten kontinentalen Kolibriarten wesentlich stärker an bestimmte Blütenformen angepaßt als dies bei Inselarten zu beobachten ist. Der Grad der Anpassung an die entsprechenden Nahrungspflanzen kann aus dem Verhältnis von Schnabellänge und Körpergewicht abgelesen werden (Schuchmann 1980). Während die Kolibriarten der ozeanischen karibischen Inseln nur einen kurzen, meist geraden Schnabel besitzen, der zudem in seiner Länge direkt proportional zum Körpergewicht ist ($r = 0.97$), sind bei vielen kontinentalen Kolibriarten Schnabellänge und Körpergewicht nicht voneinander abhängig (z. B. nach Untersuchungen von Feinsinger [1976] in Costa Rica [$r = 0.30$]; s. Schuchmann 1980). Danach haben sehr kleine Trochiliden des Festlandes oftmals einen erheblich längeren Schnabel als die um ein Vielfaches größeren Antillenkolibris.

Der relativ kurze Schnabel der Inselarten eignet sich zur Nahrungsaufnahme aus einer Vielzahl verschiedener Korollentypen. Die Trochiliden der ozeanischen karibischen Inseln sind daher als Nahrungsgeneralisten verdrifteten kontinentalen Nahrungsspezialisten überlegen. Die Ansiedlung einer Festlandsart wird somit von den residenten Nahrungskonkurrenten weitgehend verhindert.

Betrachtet man ferner den Lebensraum der ozeanisch-karibischen Kolibriarten, so stellt man fest, daß jede dieser Arten in allen Vegetationsgebie-

ten vorkommt, allerdings in unterschiedlicher Abundanz (vgl. Schuchmann 1980, Terborgh et al. 1978). Im Gegensatz dazu sind kontinentale Arten stärker an bestimmte Biotope gebunden. Es ist gegenwärtig keine kontinentale Art bekannt, die sowohl in xerophytischen Vegetationszonen als auch im tropischen, subtropischen und montanen Wald verbreitet ist. Dagegen kommen *Eulampis jugularis*, die größte Kolibriart der Kleinen Antillen, und *Trochilus polytmus*, eine endemische Art auf Jamaika, in sämtlichen (klimatisch sehr unterschiedlichen) Vegetationszonen ihrer Inseln vor. Jahreszeitlich bedingte Biotopbevorzugungen lassen sich allerdings beobachten. Vor allem im Dezember und Januar sind beide Arten in größerer Anzahl in den trockenen vegetationsärmeren Küstengebieten der Inseln anzutreffen. In dieser Zeit scheint ein geringes Nahrungsangebot eine Dispersion der Populationen bzw. ein Ausweichen in diese Lebensräume zu bedingen. In den übrigen Monaten des Jahres hingegen sind beide Arten sowohl in feuchten Bergwaldgebieten als auch im Nebelwald anzutreffen. Auch von den anderen Kolibriarten dieser Inseln wurde eine solche Flexibilität der Habitatwahl beobachtet (vgl. Schuchmann 1980, Terborgh 1973). Mit Ausnahme von 2 Arten *(Philodice [= Calliphlox] evelynae* aus der xerophytischen Vegetation der Bahamas und *Cyanophaia bicolor* aus dem tropischen Regenwald, St. Vincent und Martinique) scheinen alle Kolibriarten dieser ozeanischen Antilleninseln Habitatgeneralisten zu sein. Kontinentale Arten hingegen weisen in ihrer Habitatwahl stärkere Präferenzen auf und können folglich als Habitatspezialisten bezeichnet werden.

Die fehlende Nahrungs- und Habitatspezialisierung der auf den Inseln lebenden Kolibriarten müßte eine sowohl intra- als auch interspezifische Konkurrenz dieser Vögel zur Folge haben. Es stellt sich daher die Frage, wie die nektarivore Nahrungsgemeinschaft einer Insel zusammengesetzt ist und wie die Kolibriarten nebeneinander leben, ohne sich gegenseitig auszuschließen.

Beim interspezifischen Gewichtsvergleich der auf einer Insel residenten Trochiliden fällt auf, daß eine relativ starre Gewichtsklassenstaffelung innerhalb dieser nektarivoren Nahrungsgemeinschaft vorliegt. Meist kommen auf einer Insel dieses Archipels 3 Kolibriarten vor (eine kleine, ca. 3–4 g schwere, eine mittelgroße, 5–6 g schwere und eine große, 8–10 g schwere Spezies), die sich gewichtsmäßig etwa um den Faktor 2 unterscheiden (vgl. Abb. 2). Diese auch bei anderen Vogelarten mit gemeinsamen Nahrungsansprüchen zu beobachtende Gewichtsdifferenzierung (Diamond 1973, Hutchinson 1959) wird von einigen Autoren noch kontrovers beurteilt. So spekulieren Feinsinger & Colwell (1978), daß die Gewichtsunterschiede um den Faktor 2 auf eine unterschiedliche Größenpräferenz bei der Arthropodennahrung dieser Vögel schließen lassen, wie es beispielsweise Hespenheide (1975) bei Tyrannen (Tyrannidae) beobachtete. Öko-energetische Untersuchungen zeigten jedoch (Brown et al. 1978, Schuchmann 1980), daß

die Gewichtsdifferenzen bei Trochiliden z. T. eine Aufteilung der Nahrungsquellen ermöglichen, so daß der interspezifische Nahrungskonkurrenzdruck reduziert wird. Die von Kolibris auf den Westindischen Inseln besuchten Blütenpflanzen lassen sich nämlich nach Korollenlänge und Nektarproduktionsrate in 2 Kategorien unterteilen. Blütenpflanzen des einen Typs haben mit einer Länge von ca. 17–20 mm relativ kurze Blütenkelche und eine tägliche Nektarsekretionsrate von nur 1–2 mg. Dagegen besitzen die Blütenpflanzen des anderen Typs Korollenlängen von etwa 30–38 mm und eine Nektarproduktion von 4–27 mg am Tag (vgl. Brown et al. 1978, Schuchmann 1980). Ein Gewichtsunterschied um den Faktor 2, dem

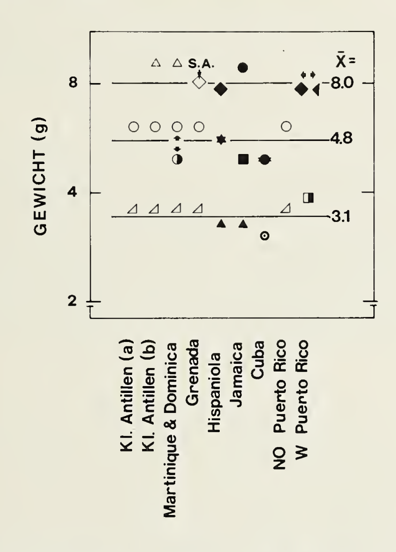


Abb. 2: Gewicht (g), logarithmisch zur Basis 2 aufgetragen, der Trochiliden auf den Inseln bzw. Inselgruppen der Großen und Kleinen Antillen. $\bar{x}$ = Mittelwerte der jeweiligen Gewichtsklassen. Kolibriarten (aufgelistet von < zu > Gewicht): Kleine Antillen (a, < 700 m NN): *Orthorhyncus cristatus, Sericotes holosericeus;* Kleine Antillen (b, > 700 m NN): *O. cristatus, S. holosericeus, Eulampis jugularis;* Martinique und Dominica: *O. cristatus, Cyanophaia bicolor, S. holosericeus, E. jugularis;* Grenada: *O. cristatus, S. holosericeus, Glaucis hirsuta;* Hispaniola: *Mellisuga minima, Chlorostilbon swainsonii, Anthracothorax dominicus;* Jamaika: *M. minima, Trochilus polytmus / Trochilus scitulus, Anthracothorax mango;* Cuba: *M. helenae, Chlorostilbon ricordii;* Nordost Puerto Rico: *O. cristatus, S. holosericeus;* West Puerto Rico: *Chlorostilbon maugaeus, A. dominicus, Anthracothorax viridis.* Symbole: Doppelpfeil = Arten schließen sich geographisch bzw. ökologisch aus; S. A. = eine Art *(Glaucis hirsuta),* die in jüngster Zeit aus Südamerika einwanderte.

Weight characteristics (g) of Lesser and Greater Antillean trochilids. $\bar{x}$ = represent means of each category; double arrows signify geographical and/or ecological separation of species belonging to each class; S. A. = species *(Glaucis hirsuta)* recently invaded from South America. Species account of each island or island group see above.

ein Flügellängenunterschied ca. um den Faktor 1.25 bei diesen Kolibris entspricht, hat nicht nur Auswirkungen auf die Manövrierfähigkeit eines Vogels, sondern beeinflußt vor allem seinen Energieverbrauch während des Schwirrfluges. Körpergewicht und Flugstoffwechsel sind direkt proportional, d. h. eine große Kolibriart hat einen höheren Energieverbrauch während des Schwirrfluges pro Zeiteinheit als eine leichtere Art. Folglich kann eine große Kolibriart bei der Nahrungsaufnahme aus kurzkelchigen Blüten mit geringer Nektarproduktionsrate keinen ausreichenden Energiegewinn erzielen. Bei zahlreichen Pflanzen dieses Blütentyps hätte für einen solchen Kolibri die Nahrungsaufnahme sogar einen Energieverlust zur Folge. Daher werden diese Blütenpflanzen vor allem von kleineren Kolibriarten besucht. Bei Pflanzen des anderen Blütentyps verhindert allerdings die Blütenkelchlänge den kleineren Trochiliden eine erfolgreiche Nahrungsaufnahme und stellt somit einen wichtigen Ausschlußfaktor dar.

Die vom Gewicht abhängigen Parameter, Flügellänge und Energieverbrauch während des Schwirrfluges sowie die Schnabellänge einer auf den ozeanischen karibischen Inseln residenten Kolibriart, haben somit zur Folge, daß jeweils nur eine bestimmte Gruppe von ornithophilen Blütenpflanzen von Kolibris einer bestimmten Größe als Nahrungsquelle genutzt werden kann. Dem Körpergewicht kommt daher eine öko-energetische Bedeutung von besonders hohem Selektionswert in dieser nektarivoren Gruppe zu.

Die interspezifische Nahrungskonkurrenz der Kolibriarten wird nicht nur durch die Wahl der Nahrungspflanzen, die durch Körpergewicht und Schnabellänge determiniert ist, sondern auch durch eine differenzierte Nahrungsstrategie reduziert. Unter Nahrungsstrategie versteht man das Verhalten eines Kolibris, seinen Energiebedarf bei bestehendem intra- und interspezifischem Konkurrenzdruck optimal zu decken. Es lassen sich zwei vom Verhalten der Vögel gut unterscheidbare Nahrungsstrategien bei Trochiliden beobachten. Kolibris der einen Gruppe leben territorial, d. h. sie besetzen ein Areal, in dem sie ihren Energiebedarf decken können und das sie gegen Nahrungskonkurrenten verteidigen (Brown 1964). Trochiliden des anderen Typs frequentieren dagegen ein weit verstreutes Blütenangebot. Oftmals fliegen sie eine bestimmte Route mehrmals am Tage und nehmen den in der Zwischenzeit in den Nektarien der ornithophilen Blütenpflanzen neu gebildeten Nektar auf. Außer diesen beiden beschriebenen Formen der Nahrungsstrategien zeigen einige Kolibriarten eine Mischform beider Verhaltensweisen, wobei sie in Abhängigkeit vom inter- und intraspezifischen Konkurrenzdruck nur zeitweise territorial sind. Nahrungsstrategien können sowohl art- als auch geschlechtsspezifisch sein (Feinsinger 1976).

Bei den auf Jamaika lebenden Kolibriarten konnte beispielsweise beobachtet werden, daß sowohl die kleine Art, *Mellisuga minima,* als auch die

große Art, *Anthracothorax mango,* weitgehend territorial sind. Bei starker intraspezifischer Nahrungskonkurrenz geben jedoch die Weibchen dieser Kolibriarten ihr Territorialverhalten auf und besuchen ein weit verstreutes Blütenangebot. Bei ♂ und ♀ der mittelgroßen Art, *Trochilus polytmus* bzw. *Trochilus scitulus* (beide Arten leben allopatrisch), hingegen ist nur zeitweise die Etablierung von Territorien zu beobachten. Sowohl *Trochilus polytmus* als auch *Trochilus scitulus* geben bei zunehmender intra- bzw. interspezifischer Konkurrenz ihr Territorium auf.

Bei sympatrischer Lebensweise von mehreren Kolibriarten auf den Westindischen Inseln kann ferner eine artspezifische Vertikaleinnischung beobachtet werden. So lebt auf Jamaika *Mellisuga minima* (ca. 3 g) in der unteren Strauchregion bis in ca. 1 m Höhe, *Trochilus polytmus/Trochilus scitulus* (ca. 5 g) in der mittleren Strauchregion bis unteren Baumregion, d. h. in einer Höhe von ca. 1 bis 4 m, während *Anthracothorax mango* (ca. 9 g) in der oberen Baumregion bis in eine Höhe von über 7 m anzutreffen ist (vgl. Schuchmann 1980). Eine entsprechende Vertikaleinnischung sympatrisch lebender Trochiliden konnte ebenfalls auf den anderen ozeanischen karibischen Inseln festgestellt werden (Brown et al. 1978, Feinsinger & Colwell 1978, Lack 1976). Die Konkurrenz um die begrenzte Nahrung „Nektar" wird folglich auf den Inseln sowohl durch diese ökologische Separation der Spezies als auch durch die art- bzw. geschlechtsspezifische Nahrungsstrategie reduziert.

Da die wenigen auf einer Insel residenten Trochilidenarten als Nahrungs- und Habitatgeneralisten sämtliche ökologischen Nischen besetzt haben, ist eine Ansiedlung von kontinentalen Kolibriarten weitgehend unmöglich. Von den zahlreichen nord-, mittel- und südamerikanischen Trochiliden, die die Westindischen Inseln erreichten (Bond, 1974), konnte in jüngster Zeit allerdings dennoch eine südamerikanische Art auf Grenada (Kleine Antillen) Fuß fassen. Diese Kolibriart, *Glaucis hirsuta,* nimmt heute auf Grenada die ökologische Nische der dort vermutlich ursprünglich lebenden Trochilidenart, *Eulampis jugularis,* ein (Labat 1943). Im Gegensatz zu allen anderen endemischen Kolibriarten der Kleinen Antillen, die sowohl gattungsmäßig als auch artlich von noch unklarer phylogenetischer Abstammung sind, ist *Glaucis hirsuta* konspezifisch mit der südamerikanischen Art. Für den Ablauf der erfolgreichen Ansiedlung von *Glaucis hirsuta* auf Grenada lassen sich 2 Hypothesen aufstellen. Entweder hat *Glaucis hirsuta* auf Grenada *Eulampis jugularis* aktiv verdrängt, oder *Eulampis jugularis* hat diese südlichste Insel ihres Verbreitungsgebietes nur in einer sehr kleinen Population besiedelt und sich dort nicht langfristig etablieren können. Vieles spricht für einen Populationsrückgang von *Eulampis jugularis* und eine anschließende Ansiedlung von *Glaucis hirsuta*. Durch die intensive agrarwirtschaftliche Nutzung der oberen Berglagen (Anbau von Bananen) wurde nämlich in jüngster Zeit der Lebensraum von *E. jugularis,* der Primärwald auf den vulkanischen Inseln der Kleinen Antillen, zunehmend

eingeschränkt. Auf Grenada wurde auf diese Weise der Habitat von *Eulampis jugularis* weitgehend zerstört. *Glaucis hirsuta* dagegen kann als Kulturfolger gelten. Sie ist eine Trochilidenart der Sekundärvegetation Süd- und Mittelamerikas, sowie der beiden Grenada vorgelagerten Inseln Trinidad und Tobago, die dort in vom Menschen angelegten Plantagen häufig beobachtet werden kann.

Bemerkenswert ist bei der auf Grenada neu eingewanderten Art, *Glaucis hirsuta,* daß sie *Eulampis jugularis* gewichtsgemäß entspricht. Dem Äquilibrium-Modell von MacArthur & Wilson (1967), das von einer Gleichgewichtssituation zwischen Aussterberate und Besiedlungsfolge auf ozeanischen Inseln ausgeht, müßte man daher für Kolibris ergänzend hinzufügen, daß eine Besiedlung einer solchen Insel nur dann erfolgen kann, wenn ein Invasor ökologisch und gewichtsmäßig die entstandene Lücke der jeweiligen Nahrungsgemeinschaft einnehmen kann.

Zoogeographie

Die auf den Westindischen Inseln residenten Kolibripopulationen lassen sich zoogeographisch gut differenzieren. Auf den Großen Antillen, Bahamas und Kleinen Antillen sind 10 Trochilidengattungen anzutreffen. Die Arten von 5 dieser Gattungen kommen ausschließlich auf den Großen Antillen und den Bahamas vor. Von den auf den Kleinen Antillen heimischen 5 Gattungen sind jedoch 2 Arten *(Orthorhyncus cristatus* und *Sericotes holosericeus)* auch auf den Großen Antillen (im äußersten Osten Puerto Ricos) anzutreffen (Abb. 3).

Von den 5 Gattungen (11 Arten) der Großen Antillen und Bahamas sind 3 Gattungen *(Anthracothorax, Chlorostilbon, Philodice)* auch in Mittelamerika verbreitet. Zwei Gattungen *(Trochilus, Mellisuga)* sind auf den Großen Antillen endemisch.

Vier Gattungen *(Orthorhyncus, Sericotes, Eulampis, Cyanophaia)* der 5 residenten Gattungen (5 Arten) der Kleinen Antillen sind auf diesen Inseln endemisch. Die fünfte Trochilidenart dieses Gebietes, *Glaucis hirsuta,* ist auch in Südamerika anzutreffen (vgl. Abb. 3).

In Puerto Rico (Große Antillen) treffen Trochiliden der Kleinen und Großen Antillen aufeinander. Ein sympatrisches Vorkommen von Arten beider geographischer Herkünfte ist jedoch nicht zu beobachten (dies ist nach unseren gegenwärtigen Kenntnissen über die Biologie dieser Inselarten auch nicht wahrscheinlich). Beim taxonomischen Vergleich der verschiedenen Trochilidenarten auf den Kleinen mit denen der Großen Antillen kann man vermuten, daß die Kleinen vor den Großen Antillen von Kolibris besiedelt wurden, da mit einer Ausnahme *(Glaucis hirsuta)* dort nur endemische mo-

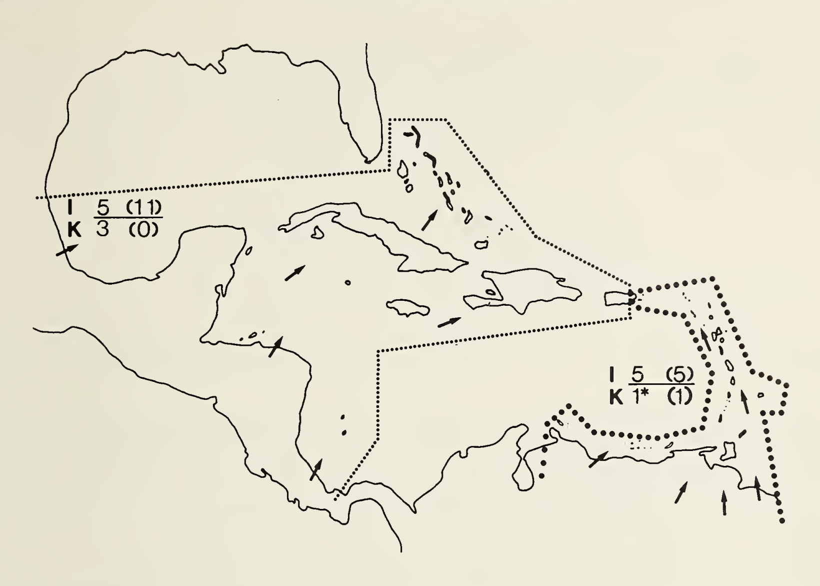


Abb. 3: Überblick über den Einwanderungsbereich (Pfeile) der Kolibris auf den Großen Antillen, den Bahamas (kleingepunktete Linie) und den Kleinen Antillen (großgepunktete Linie). Von den 5 residenten Gattungen (11 Arten) auf den Inseln der Großen Antillen und Bahamas (I) sind 3 Gattungen ebenfalls in Mittelamerika vertreten (K). Auf den Kleinen Antillen (I) kommen 5 Gattungen (5 Arten) vor, von denen 1 Gattung (*) erst in jüngster Zeit die Inseln von Südamerika aus erreichte.

Origin of hummingbirds in the West Indies. The Lesser Antilles (5 resident genera, 11 species; 3 genera also occur in Central America) have been colonized by trochilids via the Middle American landbridge. Hummingbirds of the Lesser Antilles (5 genera, 5 species; 1 genus (*) is of recent arrival) have reached the archipelago from South America. Arrows signify direction of radiation.

notypische Gattungen vorkommen. Die Annahme einer unterschiedlichen Besiedlungsfolge von Großen und Kleinen Antillen erscheint jedoch nach unseren heutigen Kenntnissen der Evolutionsbiologie von Bewohnern kleinerer Inseln nicht zwingend (vgl. Lack 1947, Mayr 1963). Hier wirken sich bereits geringe genetische Veränderungen von Individuen im Genpool der Gesamtpopulation schneller aus als dies bei Populationen auf größeren Inseln beobachtet werden kann. Dort wird in der Regel durch ständige Panmixie die Ausbildung neuer Merkmale leicht unterdrückt. Meist kann sich bei diesen Populationen eine neue Eigenschaft erst nach längeren Zeiträumen genetisch durchsetzen. Die Vermutung liegt daher nahe, daß die Großen und die Kleinen Antillen etwa gleichzeitig von Trochiliden besiedelt wurden (nur die beiden Kolibriarten, *Glaucis hirsuta* und *Philodice evelynae,* wurden erst in neuerer Zeit auf Grenada bzw. den Bahamas ansässig.

Die Kolibris der Großen Antillen und der Bahamas erreichten diese Inseln offenbar von Mittelamerika aus, während Trochiliden die Kleinen Antillen von Südamerika aus besiedelten (vgl. Kap. Systematische Anmerkungen).

Systematische Anmerkungen

Trochiliden der Großen Antillen und Bahamas

Superspezies *Chlorostilbon ricordii (C. ricordii, C. swainsonii, C. maugaeus)*

Die Allospezies der auf den Großen Antillen und Bahamas andemischen *Chlorostilbon*-Gruppe sind wie die meisten Trochiliden dieser Inseln sowohl in xerophytischen und halophilen Küstenvegetationen als auch im tropischen Bergwald anzutreffen (Bond 1974).

Alle Arten der Gattung *Chlorostilbon* sind geschlechtsdimorph. Im Habitus lassen sich 2 Gruppen unterscheiden, solche mit leuchtend rotem Ober- und Unterschnabel (*aureoventris*-Gruppe) und solche mit schwarzem Schnabel (*mellisugus*-Gruppe). Die rote Schnabelfärbung der *aureoventris*-Gruppe ist jedoch als ein apomorphes Merkmal zu beurteilen, da Jungvögel dieser Arten zunächst eine schwarze Schnabelfärbung aufweisen. Erst mit zunehmendem Alter wird der Schnabel rot. Die Superspezies auf den Großen Antillen, die einheitlich durch einen schwarzen Schnabel gekennzeichnet ist, steht taxonomisch den in Kolumbien bzw. Panama lebenden *C. mellisugus* und *C. assimilis* nahe.

Es liegt die Vermutung nahe, daß die auf Jamaika vorkommenden endemischen Kolibriarten der Gattung *Trochilus* mit den *Chlorostilbon*-Arten verwandt sind (vgl. Abb. 4).

Superspezies *Trochilus polytmus (T. polytmus, T. scitulus)*

Diese auf Jamaika endemische polytypische Gattung ist in allen Lebensräumen der Insel anzutreffen (Schuchmann 1980). Die beiden Allospezies *T. polytmus* und *T. scitulus* unterscheiden sich besonders deutlich in ihrer Schnabelfärbung. Während adulte *T. polytmus* durch einen roten Schnabel gekennzeichnet sind, hat *T. scitulus* einen schwarzen Schnabel. Allerdings ist der Schnabel immaturer *T. polytmus* zunächst ebenfalls schwarz. Mit zunehmendem Alter ändert sich die Farbe, wobei sich der Schnabel von der Basis her allmählich rot umfärbt, bis schließlich nur noch eine kleine schwarze Spitze zurückbleibt.

Systematisch sind die Gattungen *Chlorostilbon* und *Trochilus* aufgrund übereinstimmender taxonomischer und ethologischer Merkmale (Balz und



Abb. 4: Einwanderungsroute (gepunktete Linie) und mögliche phylogenetische Beziehung der Gattungen *Chlorostilbon* und *Trochilus* auf den Großen Antillen und den Bahamas. Pfeile geben die geographische Verbreitung der heutigen Arten der Gattung *Chlorostilbon* an.

Colonization route (dotted line) and possible phylogeny of the genera *Chlorostilbon* and *Trochilus* on the Greater Antilles and the Bahamas. Arrows signify distribution of present *Chlorostilbon* species in Middle America and Northern South America.

Gesangsstruktur; Schuchmann, pers. Beob.) als nahe verwandt zu beurteilen. Eine altersbedingte Schnabelumfärbung von schwarz auf rot ist sowohl bei *Chlorostilbon (aureoventris*-Gruppe) als auch bei *T. polytmus* zu beobachten. Die Gattungen *Chlorostilbon* und *Trochilus* haben wahrscheinlich ihren gemeinsamen Ursprung im südlichen Mittelamerika oder nördlichen Südamerika (vgl. Abb. 4).

Superspezies *Anthracothorax dominicus (A. dominicus, A. viridis, A. mango)*

Die monotypischen *Anthracothorax*-Arten sind auf den großen Antillen endemisch. Der Habitat dieser Spezies ist die Primärvegetation von Küstennähe bis in das Bergland. Nur auf Puerto Rico, wo 2 Arten vorkommen *(A. dominicus, A. viridis)*, ist eine ökologische Trennung zu beobachten. Während *A. dominicus* vorwiegend im Tiefland vorkommt, ist *A. viridis* dort weitgehend auf das Hochland beschränkt.

Die nächstverwandten Arten dieser Superspezies leben in Mittelamerika *(A. prevostii)* und im nördlichen und westlichen Südamerika *(A. nigricollis). A. prevostii* kommt ebenfalls auf den Nicaragua vorgelagerten karibischen Inseln, Old Providence und St. Andrew, vor. Es ist daher anzunehmen, daß die Gattung *Anthracothorax* die Großen Antillen über Mittelamerika erreichte (vgl. Abb. 5).



Abb. 5: Einwanderungsroute (gepunktete Linie) der Gattung *Anthracothorax* auf den Großen Antillen. Pfeile geben die geographische Verbreitung der heutigen Arten der Gattung *Anthracothorax* an.

Colonization route (dotted line) of the genus *Anthracothorax*. Arrows signify distribution of present *Anthracothorax* species in Middle America and Northern South America.

Superspezies *Mellisuga helenae (M. helenae, M. minima)*

Beide Arten der Gattung *Mellisuga* sind endemisch auf den Großen Antillen. Sie bevorzugen Lebensräume mit offener Vegetation wie beispielsweise Gärten und Parkanlagen. Seltener sind die beiden allopatrisch lebenden Spezies im montanen Wald anzutreffen (Bond 1974).

Bond (1963) stellte *Mellisuga* in die nähere Verwandtschaft der Gattung *Archilochus*, deren Arten als Zugvögel im Sommer vom Norden Mittelamerikas aus nach Nordamerika ziehen.

Philodice evelynae

Diese polytypische Art ist endemisch auf den Bahamas. Dort ist sie in allen Lebensräumen anzutreffen.

Früher stellte man diese Art aufgrund der verschmälerten äußeren Schwanzfedern (Nr. 5) zur Gattung *Calliphlox*. Die rehbraune Unterbauchbefiederung sowie die hellbraunen inneren Fahnen der Steuerfedern Nr. 2–4 rechtfertigen jedoch die Zuordnung zur mittelamerikanischen Gattung *Philodice* (die Gattung *Calliphlox* und *Philodice* stehen systematisch einander nahe).

Die geringen Unterschiede im Habitus zwischen *Philodice evelynae* und *Philodice bryantae* aus Costa Rica legen die Vermutung nahe, daß *P. evelynae* erst in jüngerer Zeit die Bahamas von Mittelamerika aus erreichte.

Trochiliden der Kleinen Antillen

Glaucis hirsuta

Diese polytypische Art ist der einzige Vertreter der Unterfamilie Phaethorninae auf den ozeanisch-karibischen Inseln. Das zoogeographische Zentrum der Gattung liegt in der Äquatorialzone Südamerikas. Die Arten dieser Gattung kommen dort vor allem in der Sekundärvegetation des tropischen Regenwaldes vor.

Glaucis hirsuta, eine Art, die auch auf den kontinentalen Inseln Trinidad und Tobago verbreitet ist, hat Grenada von Südamerika aus wahrscheinlich erst in neuerer Zeit erreicht. Taxonomisch lassen sich keine Unterschiede auf Subspeziesniveau zwischen dieser Inselpopulation und den kontinentalen Vögeln feststellen.

Cyanophaia bicolor

Cyanophaia ist eine monotypische Gattung, die nur auf Dominica und Martinique verbreitet ist. Dort ist *C. bicolor* auf den tropischen Regenwald beschränkt, wo sie *S. holosericeus* ökologisch ausschließt.

Bond (1963) vermutet, daß es sich bei *C. bicolor* um eine Restpopulation (Relikt) einer Art handelt, die ursprünglich sehr viel weiter auf den Antillen verbreitet war. Er führt dies auf eine seiner Meinung nach nahe Verwandtschaft mit der nordamerikanischen Gattung *Cynanthus* zurück.

Meiner Meinung nach ist jedoch eine Verwandtschaft mit der südamerikanischen Gattung *Hylocharis* wahrscheinlicher, denn sowohl alle *Hylocharis*-Arten der *cyanus*-Gruppe als auch *C. bicolor* stimmen nicht nur weitgehend im Habitus überein, sondern besitzen auch graublaue bis blaue Unterschwanzdecken[1]). Die *Cynanthus*-Arten sind dagegen durch auffallend graue bzw. weiße Unterschwanzdecken gekennzeichnet.

Sericotes holosericeus

Die monotypische Gattung *Sericotes* kommt sowohl auf den Kleinen als auch auf den Großen Antillen (im äußersten Osten Puerto Ricos) vor. Flache Gebiete mit xerophytischer Vegetation sind der bevorzugte Habitat von *S. holosericeus.*

Zahlreiche Gemeinsamkeiten sowohl im Habitus (z. B. weiße Federbüschel seitlich des Bürzels) als auch im Verhalten (z. B. Nestbau) der Gattungen *Sericotes* und *Anthracothorax* lassen auf eine nahe Verwandtschaft schließen. Da Arten der Gattung *Anthracothorax* auch auf den kontinentalen karibischen Inseln Trinidad und Tobago vorkommen, ist anzunehmen, daß die gemeinsame Ursprungspopulation beider Gattungen im nördlichen Südamerika lebte.

Eulampis jugularis

Diese monotypische Gattung ist endemisch auf den Kleinen Antillen. *Eulampis jugularis* besucht dort vor allem Blüten im Primärwald der höheren Bergregionen der Inseln.

Auch *Eulampis* muß taxonomisch in die Nähe der Gattung *Anthracothorax* gestellt werden, da *E. jugularis* u. a. die weißen Bürzelseiten der *Anthracothorax*-Gruppe besitzt. Auch das sattelförmige Napfnest stimmt in Form und Konstruktion mit Nestern von *Anthracothorax*-Arten überein (die Nestform von Trochiliden ist nach Ruschi [1965] ein wichtiges Kriterium bei der Beurteilung der Verwandtschaft systematisch nahestehender Trochilidengruppen). Das zoogeographische Ursprungsgebiet von *Eulampis* liegt daher mit großer Wahrscheinlichkeit im nördlichen Südamerika.

Meiner Meinung nach steht ferner die im nördlichen Südamerika verbreitete Gattung *Topaza* systematisch der Gattung *Eulampis* nahe. Beide Gattungen unterscheiden sich zwar erheblich in der Farbe des Gefieders,

---

[1]) Die im Gegensatz zu *Cyanophaia bicolor* bei Arten der Gattung *Hylocharis* rote Oberschnabelfärbung muß als apomorphes Merkmal gewertet werden, da auch der Schnabel immaturer Tiere dieser Gattung schwarz ist.

weisen jedoch im Habitus einige bemerkenswerte Gemeinsamkeiten auf (irisierende Federn auf den Schwingen, irisierende Unter- und Oberschwanzdecken, Kopfform). Auch die Nestform der *Topaza*-Arten zeigt eine große Übereinstimmung mit *Anthracothorax* und *Eulampis*.

Orthorhyncus cristatus

Die monotypische Gattung *Orthorhyncus* kommt primär in xerophytischen Lebensräumen auf den Kleinen Antillen vor.



Abb. 6: Verbreitungsgebiet der nahe verwandten monotypischen Gattungen *Orthorhyncus* (Kleine Antillen) und *Chrysolampis* (nördliches und östliches Südamerika).

Geographical distribution of the closely related monotypic genera *Orthorhyncus* (Lesser Antilles) and *Chrysolampis* (Northern and Eastern South America).

Weitgehende Übereinstimmungen im Habitus, wie beispielsweise die Befiederung des proximalen Teils des Oberschnabels, und im Verhalten lassen die nahe Verwandtschaft zur kontinentalen Gattung *Chrysolampis* erkennen. Die monotypische Gattung *Chrysolampis* ist im nördlichen Südamerika auf die küstennahe xerophytische Zone beschränkt, kommt allerdings auf Trinidad und Tobago auch im bewaldeten Bergland vor. Der phylogenetische Ursprung der Gattung *Orthorhyncus* liegt mit großer Wahrscheinlichkeit im nördlichen Südamerika (vgl. Abb. 6).

Danksagung

Die vorliegende zoogeographische Untersuchung wurde in dankenswerter Weise von zahlreichen Privatpersonen und Institutionen unterstützt. Allen voran Dr. P. Fairbairn, Ministry of Mining and Natural Resources, Conservation Dept., Jamaica; Dr. S. J. Rickards, J. Rickards, St. Lucia Naturalists' Society; und G. Charles, Ministry of Forests, St. Lucia. Sowohl wissenschaftlich als auch finanziell wurde die Arbeit vom Zoologischen Institut der Universität in Frankfurt/M. gefördert.

Meinen Kollegen Dres R. van den Elzen, G. Rheinwald und H. E. Wolters danke ich für wertvolle Diskussionsbeiträge und die kritische Durchsicht des Manuskriptes.

Zusammenfassung

Auf den ozeanischen Inseln der Karibischen See sind gegenüber kontinentalen Gebieten der gleichen geographischen Breiten erheblich weniger (ca. 70 %) Trochiliden resident. Die Artenzahl der Kolibris einer Insel ist jedoch nicht abhängig von der Fläche, sondern von der Vertikalstruktur (Höhe NN), die sie erreicht.

Kolibris des karibischen Archipels sind sowohl Habitat- als auch Nahrungsgeneralisten. Innerhalb dieser nektarivoren Nahrungsgemeinschaft ist ferner eine Gewichtsklassenstaffelung der einzelnen Arten um den Faktor 2 zu beobachten. Aufgrund der energetischen Ansprüche dieser Vögel bedingen u. a. diese Gewichtsunterschiede eine ökologische Separation bei der Blütenwahl. So frequentieren große Kolibris Blütenpflanzen mit Korollenlängen von 30–38 mm und einer täglichen Nektarproduktion von 4–27 mg. Kleine Trochiliden besuchen dagegen relativ kurzkelchige Blüten mit einer Nektarsekretionsrate von nur 1–2 mg am Tage.

Eine neue Kolibrispezies kann sich wahrscheinlich nur dann auf einer dieser Inseln etablieren, wenn zuvor dort eine residente Art ausstirbt. Eine solche ökologische Lücke kann jedoch nur ein Invasor füllen, der sowohl Habitat- als auch Nahrungsgeneralist ist und sich zusätzlich auch gewichtsmäßig in diese Planstelle einfügt (z. B. *Eulampis* versus *Glaucis;* Grenada).

Die Westindischen Inseln wurden von Trochiliden wahrscheinlich über 2 Einwanderungsrouten besiedelt. Nur die Kleinen Antillen erreichten die Kolibris direkt vom nördlichen Südamerika, dem vermutlich phylogenetischen Ursprungsgebiet dieser neotropischen Vogelfamilie. Hingegen hat die Radiation dieser Vögel auf den Großen Antillen und den Bahamas ihren Ausgang in Mittelamerika. Für die unterschiedlichen geographischen Besiedlungswege sprechen die engen taxonomischen Beziehungen sowohl zwischen mittelamerikanischen Arten und den Spezies der Großen Antillen und der Bahamas als auch zwischen Arten der Kleinen Antillen und denen in Südamerika.

Summary

Ecology and evolution of hummingbirds in the West Indies

On the oceanic Caribbean islands only a few hummingbird species are resident compared to the large number occurring in Central America. Although some of these islands surpass with an area of over 70 000 km² a number of Middle American countries, rarely more than 3 species of trochilids form the nectarivorous guild (compared to over 20 species occurring in relative small areas in Central America). However,

species abundance is not related to size but to altitude (NN) of a given island, e. g. on St. Lucia (600 km² area) as well as on Hispaniola (80 000 km²) 3 hummingbird species are resident.

With the exception of *Cyanophaia bicolor* on Dominica and Martinique all hummingbirds of the Caribbean archipelago show a distinctly greater food and habitat versatility than most continental hummingbird species. Furthermore, the observed weight differences by nearly the factor 2 in all members of the guild imply that a potential colonist succeeds only when (1) responding to the wide range of ecological conditions (generalist) but (2) must also fit into the weight characteristics of a given assembly. Thus, combinations of species, e. g. being three times as large and/or three times as small as its guild neighbours, are incompatible and do not occur.

Hummingbirds have colonized the West Indies via two routes. The Greater Antilles and the Bahamas were reached from Central America whereas radiation on the Lesser Antilles originates in northern South America. This is evidenced by the close taxonomical relation to mainland species.

Three species, namely *Trochilus polytmus, Trochilus scitulus* and *Cyanophaia bicolor* are still of doubtful taxonomic origin. The former two, endemic on Jamaica form a superspecies. Based on ethological data (display, song) *Trochilus* should be placed systematically close to *Chlorostilbon*. The latter species, *Cyanophaia bicolor*, endemic on Dominica and Martinique, has been associated systematically with the North American *Cynanthus* speciesgroup. However, I favor a systematic position closer to *Hylocharis (cyanus*-group) rather than to *Cynanthus*. Members of the *Hylocharis cyanus*-group are not only very similar to *Cyanophaia bicolor* in their general appearance but also show no significant different undertail-covers and tail-feather coloration as it can be witnessed in *Cynanthus* species.

Beside an ecological and zoogeographical discussion of hummingbirds of the West Indies each species resident on the archipelago is treated taxonomically. The systematic relationships expressed in the paper are in some cases tentative because of a complete lack of comparable data, e. g. morphology and/or ethology, which normally proved to be helpful in any taxonomic treatment based on a total absence of fossil documents.

Literatur

Bent, A. C. (1940): Life histories of North American cuckoos, goatsuckers, hummingbirds and their allies. — Washington.

Bernstein, L. (1965): Fossil birds from the Dominican Republic. — Quart. Jour. Florida Acad. Sci. 28: 271–284.

Bond, J. (1948): Origin of the bird fauna of the West Indies. — Wilson Bull. 60: 207–229.

— (1963): Derivation of the Antillean avifauna. — Proc. Acad. Nat. Sci., Philadelphia 115: 79–98.

— (1974): Birds of the West Indies. 4th ed. — London.

— (1979): Derivations of Lesser Antillean birds. — Proc. Acad. Nat. Sci., Philadelphia 131: 89–103.

Brodkorb, P. (1959): Pleistocene birds from New Providence Island, Bahamas. — Bull. Florida State Mus. 4: 347–371.

— (1960): How many species of birds have existed? — Bull. Florida State Mus. 5: 41–53.

Brown, J. H., W. A. Calder III & A. Kodric-Brown (1978): Correlates and consequences of body size in nectar-feeding birds. — Amer. Zool. 18: 687–700.

Brown, J. L. (1964): The evolution of diversity in avian territorial systems. — Wilson Bull. 76: 160–169.

Darlington, P. J. (1967): Zoogeography: The geographical distribution of animals. — Wiley, New York.

Darwin, C. (1859): On the origin of species by means of natural selection. — London.

Diamond, J. M. (1973): Distributional ecology of New Guinea birds. — Science 179: 759–769.

Dobzhansky, T. (1950): Evolution in the tropics. — Am. Scientist 38: 209–221.

Feinsinger, P. (1976): Organisation of a tropical guild of nectarivorous birds. — Ecol. Monographs 46: 257–291.

— & S. B. Chaplin (1975): On the relationship between wing disc loading and foraging strategy in himmingbirds. — Amer. Natur. 109: 217–224.

— & R. K. Colwell (1978): Community organisation among neotropical nectar-feeding birds. — Amer. Zool. 18: 779–795.

Hespenheide, H. A. (1975): Prey characteristics and predator niche width. — In: Cody, M. L., & J. M. Diamond (eds.): Ecology and evolution of communities, 158–180. — Cambridge.

Howard, H. (1950): Fossil evidence of avian evolution. — Ibis 92: 1–21.

Hutchinson, G. E. (1959): Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals. — Amer. Natur. 93: 145–159.

Labat, R. P. (1943): Birds of Grenada, St. Vincent and the Grenadines. — Grenada.

Lack, D. (1947): Dawin's finches. — Cambridge.

— (1976): Island biology. — London.

MacArthur, R. H., & E. O. Wilson (1967): The theory of island biogeography. — Princeton.

Mayr, E. (1946): History of the North American bird fauna. — Wilson Bull. 58: 3–41.

— (1965): The nature of colonizations in birds. — In: Baker, H. G., & G. L. Stebbins (eds.): The genetics of colonizing species, 29–47. — Acad. Press, New York.

Myers, G. S. (1938): Fresh-water fishes and West Indian zoogeography. — Ann. Rept. Smithsonian Inst.: 339–364.

Olson, S. L. (1976): Oligocene fossils bearing on the origins of the Todidae and Momotidae (Aves: Coraciiformes). — Smithsonian Contr. Palaeobiology No. 27: 111–119.

Schuchmann, K.-L. (1978): Allopatrische Artbildung bei der Kolibrigattung *Trochilus*. — Ardea 66: 156–172.

— (1980 a): Zur Ökologie jamaikanischer Kolibriarten. — J. Orn. 121: 71–80.

— (1980 b): Die Jamaika-Kolibris *Trochilus polytmus* und *Trochilus scitulus*. — Frankfurt/M.

Terborgh, J. (1973): Chance, habitat and dispersal in the distribution of birds of the West Indies. — Evolution 27: 338–349.

— , J. Faaborg & H. J. Brockmann (1978): Island colonization by Lesser Antillean birds. — Auk 95: 59–72.

Wetmore, A. (1962): Notes of fossil and subfossil birds. — Smithsonian Misc. Coll. 145: 1–17.

Woodring, W. P. (1954): Caribbean land and sea through the ages. — Bull. Geol. Soc. Am. 65: 719–732.

Anschrift des Verfassers: Dr. Karl-L. Schuchmann, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150–164, 5300 Bonn 1.